

УДК 593.1:576.8

**ФАУНА ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUЗОРИЙ КИШЕЧНИКА САЙГИ
SAIGA TATARICA (LINNAEUS, 1766)**

© О. А. Корнилова,¹ Е. Н. Волкова,² Л. В. Чистякова^{2,3}

¹ Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена
наб. р. Мойки, 48, С.-Петербург, 191186

² Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034

³ E-mail: batsnwr@mail.ru
Поступила 20.05.2017

Исследована фауна эндобионтных инфузорий кишечника сайги *Saiga tatarica* европейской популяции. Проведен сравнительный анализ всех имеющихся данных о видовом разнообразии инфузорий из кишечника сайги *Saiga tatarica*. Показано, что вид *Polyplastron saigae* Корнилова, Шитова, 1997 может считаться одним из маркеров паразитофауны западных популяций сайги.

Ключевые слова: трихостоматиды, эндобионтные инфузории, редкие виды копытных, видовое разнообразие.

Фауна эндобионтных инфузорий редких видов копытных остается крайне слабо изученной, имеющиеся сведения основаны преимущественно на сборах из кишечника единичных особей хозяев. В то же время сравнительное исследование видового состава трихостоматид — эндобионтов редких и исчезающих видов позвоночных-хозяев представляет несомненный интерес в плане обсуждения таких вопросов, как пути формирования сообществ эндобионтных инфузорий, коэволюция эндобионтов и хозяина, изменения в составе фауны эндобионтов в связи с изменением ареала и условий обитания хозяев, и других. В настоящей работе представлены результаты исследования фауны эндобионтных инфузорий из кишечника сайги европейской популяции, это единственный представитель антилоп, сохранившийся в естественной среде на территории европейской части России. Общая численность антилоп, обитающих на территории Калмыкии и Астраханской обл., не превышает 5—10 тыс. особей (Баранова и др., 2016). Также проведен сравнительный анализ всех имеющихся данных о видовом составе инфузорий из кишечника сайги *Saiga tatarica* за более чем полувековой период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проведено на материале инфузорий из рубца сайги европейской популяции. Это была молодая самка, убитая волками в мае 2013 г. на территории заповедника Черные Земли в Калмыкии (Баранова и др., 2016), координаты места сбора: 45°59' с. ш., 46°30' в. д. Содержимое рубца было собрано через несколько часов после гибели животного и не успело остыть и испортиться, поэтому большинство инфузорий оказались пригодными для определения видов. Пробы фиксировали в 4%-ном формалине в соотношении 1:1. Для лучшей сохранности формалин нейтрализовали карбонатом кальция, этот метод был разработан В. А. Догелем, когда он начинал изучение эндобионтных инфузорий более ста лет назад, и с тех пор традиционно применяется исследователями на кафедре зоологии РГПУ им. А. И. Герцена.

Светомикроскопические исследования проводили с использованием микроскопов МБИ-11 и Альтами-Инверт-3 с фотонасадкой. Микрофотографирование производили при помощи микроскопа Leica DM2500, снабженного дифференциальным интерференционным контрастом и цифровой камерой.

При изучении морфологии клетки применяли красители: 0.1%-ный раствор метилового зеленого в 1%-ной уксусной кислоте для выявления макронуклеуса; раствор Люголя для выявления скелетных пластин и других элементов кортекса. Численность инфузорий в 1 мл содержимого рубца, а также встречаемость разных видов определяли методом «калиброванной капли» (Корнилова, 2004б). Процентное соотношение (табл. 1) устанавливалось по итогам подсчета эндобионтов по видам в нескольких временных препаратах каждой пробы. Виды определяли по определителям В. А. Догеля (1929) и О. А. Корниловой (2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В пробе из рубца сайги калмыцкой популяции было обнаружено 7 видов эндобионтных инфузорий, все они относятся к сем. *Ophryoscolecidae* (*Trichostomatia*: *Entodiniomorphida*). Наиболее многочисленны представители рода *Entodinium* как по видовому составу (табл. 1), так и по общей плотности (количеству особей в миллилитре содержимого кишечника), достигающей 1.6×10^5 кл/мл. Менее часто (7.86 %) встречаются представители *Polyplastron saigae* Корнилова, Шитова, 1997 (см. рисунок). Единично встречены представители *Diploplastron affine* Dogiel, Fedorowa, 1925. Соотношение численности и средние размеры инфузорий представлены в табл. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

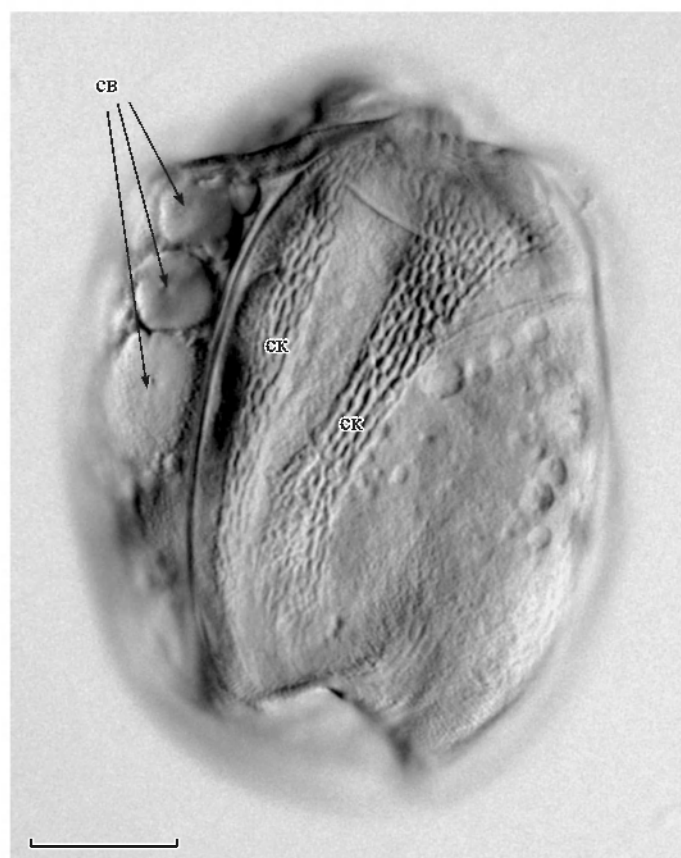
Сайга — антилопа из отряда парнокопытных. Это единственный вид антилоп, который можно встретить в диком состоянии на территории Европы в степях между Черным и Каспийским морями. Вид находится в угрожаемом состоянии, и его сохранение затруднено, так как сайгаки очень

Таблица 1

Видовой состав паразитофауны *Saiga tatarica* L. из сайги европейской популяции —
соотношение численности и средние размеры инфузорий

Table 1. Species composition of parasites of *Saiga tatarica* L. from the European
population: abundance ratio and average size of infusoria

Виды инфузорий	Процентное соотношение	Длина, мкм	Ширина, мкм
<i>Entodinium anteronucleatum</i> Dogiel, 1925	21.5 %	47.4 ± 3.11	35.4 ± 4.12
<i>E. dubardi</i> Buisson, 1923	20.9 %	51.8 ± 4.02	32.4 ± 3.61
<i>E. bursa</i> Stein, 1859	19.7 %	72.4 ± 3.58	45.56 ± 4.42
<i>E. simplex</i> Dogiel, 1925	17.2 %	36.76 ± 4.23	24.86 ± 3.98
<i>E. exiguum</i> Dogiel, 1925	12.9 %	17.3 ± 1.01	10.8 ± 0.89
<i>Polyplastron saigae</i> Kornilova, Shitova, 1997	7.8 %	155.54 ± 3.12	103.5 ± 2.73
<i>Diploplastron affine</i> Dogiel, Fedorowa, 1925	Единичные	113.55 ± 4.07	56.24 ± 4.56



Polyplastron saigae. Световая микроскопия, дифференциальный интерференционный контраст.

св — сократительные вакуоли, ск — скелетные пластины. Масштабная линейка — 30 мкм.

Polyplastron saigae. Light microscopy, differential interference contrast.

плохо переносят содержание в неволе и практически не бывают представлены в зоопарках. Вид сайга татарская включает несколько географически изолированных популяций, или подвидов: калмыцкий, или европейский; казахский (самый многочисленный); монгольский и ряд других (Milner-Gulland et al., 2001). Разобшение казахского и калмыцкого подвидов произошло несколько веков назад, вероятно, в связи с ростом хозяйственной деятельности людей в данном регионе. Обычно стада сайгаков держатся обособленно от других копытных, фактов межвидового взаимодействия, в том числе груминга, обнаружено не было.

Ранее фауна инфузорий из рубца сайги была обследована у животных казахской популяции. Сбор материала проводили в заповеднике Барсакельмес в 1946 и 1997 гг. (Догель, 1946; Корнилова, Шитова, 1997). В первом случае было исследовано содержимое желудка 8 особей, во втором — 4. На о-в Барсакельмес в 1929 г. (после организации там охотничьего хозяйства) были завезены джейраны и сайгаки. В 1939 г. охотничье хозяйство было преобразовано в заповедник, к тому времени на острове насчитывалось несколько десятков голов сайгаков и джейранов. Также здесь жили и другие копытные: туркменские куланы, домашние лошади и ослы, двугорбые верблюды, крупный и мелкий рогатый скот. Сайгаки в зимнее время совершали миграции по территории Приаралья и по льду Аральского моря. Таким образом, существовала вероятность самостоятельного захода сайгаков на остров, как и выхода с него (Баранова и др., 2016).

В желудках сайгаков было обнаружено в общей сложности 12 видов инфузорий (табл. 2). Среди них общими для сайги и домашнего рогатого скота было названо 4 вида офриосколецид: *Entodinium simplex*, *E. elongatum*, *E. dubardi f. dubardi*, *Epidinium ecaudatum f. fasciculus* и один вид изотрихид — *Dasytricha ruminantium* (табл. 2). Общими для сайги и северного оленя названы 3 вида *Entodinium*: *E. exiguum*, *E. nanellum* и *E. bicornutum*. Кроме того, было описано 4 вида, специфичных для сайги: *E. saigae*, *E. kazakhstanicum*, *E. dogieli* и *Polyplastron saigae* (табл. 2, 3).

Необходимо отметить, что наш многолетний опыт исследования трихостоматид свидетельствует о том, что определение вида некоторых из них, в том числе энтодиниумов, — чрезвычайно сложная задача. У энтодиниумов, совершенно лишенных соматической цилиатуры, практически отсутствуют внешние отличительные признаки, кроме длины и ширины тела, а также размера, формы и расположения ядра и сократительной вакуоли, но каждый из этих показателей может сильно варьировать даже внутри одной популяции. По своим промерам инфузории с равной вероятностью могут представлять разные виды или разные формы одного вида. При регулярном наблюдении под микроскопом достаточно легко удастся выделить определенные группы инфузорий по принципу их общего внешнего подобия, однако такое выделение довольно субъективно и слабо подкрепляется конкретными морфометрическими данными.

Наилучшим выходом из ситуации являются фотографии, однако в большинстве первоописаний видов в XIX—XX в. фотографий нет, а рисунки схематичны. Для представителей рода энтодиниум (включающего уже более ста видов) особенно важным представляется формирование большой базы молекулярных данных, чтобы разобраться, наконец, с их возможной синонимикой. Однако имеющиеся на настоящий момент данные очень

Таблица 2

Инфузории, обнаруженные в желудках сайгаков калмыцкой и казахской популяций
 Table 2. Infusoria found in the stomach of *Saiga* from Kalmyk and Kazakh populations

№ п/п	Паразитофауна казахской сайги (Догель, 1925)	Паразитофауна казахской сайги (Корнилова, Шитова, 1997)	Паразитофауна калмыцкой сайги (ориг.)
1	<i>Entodinium simplex</i> Dogiel, 1925	<i>E. simplex</i> Dogiel, 1925	<i>E. simplex</i> Dogiel, 1925
2	<i>Polyplastron</i> sp.	<i>P. saigae</i> Kornilova, Shitova, 1997	<i>P. saigae</i> Kornilova, Shitova, 1997
3	<i>Entodinium exiguum</i> Dogiel, 1925	<i>E. exiguum</i> Dogiel, 1925	<i>E. exiguum</i> Dogiel, 1925
4	<i>E. dubardi</i> Buisson, 1923		<i>E. dubardi</i> Buisson, 1923
5	<i>Epidinium ecaudatum</i> f. <i>fasciculus</i> Awerinzew, Mutafova, 1914	<i>E. ecaudatum</i> f. <i>fasciculus</i> Awerinzew, Mutafova, 1914	
6	<i>Entodinium kazakhstanicum</i> f. <i>bicarinarum</i> Dogiel, 1946	<i>E. kazakhstanicum</i> f. <i>bicarinarum</i> Dogiel, 1946	
7	<i>E. kazakhstanicum</i> f. <i>anisum</i> Dogiel, 1946	<i>E. kazakhstanicum</i> f. <i>anisum</i> Dogiel, 1946	
8	<i>E. bicornutum</i> Dogiel, 1925	<i>E. bicornutum</i> Dogiel, 1925	
9	<i>E. saigae</i> f. <i>unispina</i> Dogiel, 1946	<i>E. saigae</i> f. <i>unispina</i> Dogiel, 1946	
10	<i>Dasytricha ruminantium</i> Schuberg, 1888	<i>D. ruminantium</i> Schuberg, 1888	
11	<i>Entodinium saigae</i> f. <i>forceps</i> Dogiel, 1946		
12	<i>E. elongatum</i> Dogiel, 1927		
13		<i>Entodinium dogieli</i> Kornilova, Shitova, 1997	
14		<i>E. caudatum</i> Stein, 1859	
15		<i>E. nanellum</i> Dogiel, 1923	
16			<i>Entodinium anteronucleatum</i> Dogiel, 1925
17			<i>E. bursa</i> Stein, 1859
18			<i>Diploplastron affine</i> Dogiel, Fedorowa, 1925

фрагментарны, и получение материала для подобных исследований — достаточно трудная задача, учитывая специфику объекта. Попытки ревизии рода *Entodinium* предпринимались неоднократно (Lubinsky 1957a—в; Latteur, 1966, 1968, 1969; Dehority 1993, 2003, и др.). Однако все они были основаны на различной интерпретации значимости тех или иных морфологических признаков для систематики и носили в значительной степени субъективный характер. В конечном итоге в настоящее время большинство ученых, по-прежнему, предпочитают использовать в качестве главного определителя видов работу В. А. Догеля 1929 г.

Высокое сходство видового состава эндобиионтных инфузорий из сайги в исследованиях, сделанных с полувековым интервалом на материале из

Таблица 3

Виды инфузорий, специфичные для сайги *Saiga tatarica*Table 3. Species of infusoria specific for the saiga *Saiga tatarica*

Название вида	Дифференциальные признаки
<i>Entodinium saigae</i> <i>E. kazakhstanicum</i>	Хвостовые шипы чрезвычайно сближены у основания Наличие двух тонких широких эктоплазматических килей, окаймляющих спинной и брюшной края тела и переходящих в хвостовые шипы
<i>E. dogieli</i>	Передний конец тела инфузории представляет собой довольно массивный эктодермальный валик, охватывающий вход в вестибулум
<i>Polyplastron saigae</i> ¹	Отсутствие одной из скелетных пластинок — антикарины

Примечание.¹ — по соотношению скелетных пластин вид было предложено переместить в род *Elythroplastron*, однако недостаточная развитость тергума у инфузорий из сайги заставляет усомниться в правомочности подобной ревизии. В настоящее время мы склоняемся к мнению, что это все-таки полипластрон с сильно редуцированной антикариной.

казахского подвида, показало большую преимущество паразитофауны внутри данной популяции антилоп. Этот факт свидетельствует о том, что видовой состав инфузорий из желудка сайги в целом описан достаточно полно.

Интересно, что в желудке другого представителя казахских антилоп — джейрана *Gazella subgutturosa* Gldenstdt, 1780 В. А. Догелем в 1946 г. был обнаружен единственный общий с сайгой вид *Entodinium dubardi* f. *dubardi* (Догель, 1946). При этом в отличие от сайгаков, обычно избегающих людей, джейраны на Барсакельмесе предпочитали держаться вблизи кордона, часто использовали поилки для скота, приходили на места подкормки копытных. Результаты исследования Догеля — единственная информация о фауне эндобиионтных инфузорий джейрана, однако эти уникальные данные практически неизвестны широкому кругу ученых.

То, что у джейрана был обнаружен всего один вид инфузорий, может объясняться сравнительно невысоким показателем стадности этих копытных в сезон рождения и выкармливания потомства, т. е. в тот период времени, когда в желудках детенышей формируется основной набор эндобиионтных бактерий, грибов и простейших. Нам доводилось встречать виды парнокопытных животных, у которых вообще не были обнаружены инфузории или их было мало по числу видов, или мало по числу экземпляров простейших. Во всех этих случаях животные-хозяева обитали в суровых условиях тайги или пустыни и предпочитали одиночный образ жизни в период выкармливания потомства.

В исследованном нами экземпляре сайги из европейской популяции было обнаружено 7 видов инфузорий (табл. 3). Из них 4 вида оказались общими с эндобиионтами сайги из казахской популяции: *Polyplastron saigae*, *Entodinium simplex*, *E. exiguum*, *E. dubardi*. В отличие от казахской популяции в данном экземпляре сайги не были обнаружены изотрихиды, в то же время были обнаружены представители рода *Diploplastron*, не встреченные у казахских сайгаков.

Материал из кишечника даже единичной особи хозяина позволяет нам делать некоторые выводы о характере распространения эндобийонтных инфузорий у сайгаков из европейской и казахской популяций. В целом велика вероятность, что на формирование паразитофауны сайги повлияло ее обитание на смежной территории с мелким рогатым скотом. Три вида, не встречающиеся у казахского подвида: *E. anteronucleatum*, *E. bursa* и *D. affine*, вероятно, заселили кишечник сайгаков европейского подвида уже после изоляции популяций. Мы полагаем, что сравнительно небольшое количество обнаруженных видов может быть связано с сокращением численности сайгаков и географической разобщенностью их популяций.

В. А. Догель полагал (Догель, 1946), и наши исследования подтверждают его мнение, что инфузории *E. exiguum* специфичны для сайги и северного оленя и могут быть возможным доказательством совместного существования этих копытных на просторах Евразии в древние времена. Мы должны добавить в отношении данного вида инфузорий, что популяция их из европейской сайги отличается необычайно малыми размерами. Некоторые экземпляры не превышали 12.5 мкм в длину, ранее такие мелкие энтодиниумы встречены не были. Среди диплодиниид особый интерес представляет тот самый спорный вид, предположительно относящийся к роду *Polyplastron*. Поскольку он найден у большинства сайгаков во всех трех исследованиях, то может считаться одним из маркеров паразитофауны западных популяций сайги. Этот вид из сайги обладает такими специфическими признаками, как отсутствие антикарины и наличие у большинства особей лишь 4 сократительных вакуолей, расположенных дорзально от макронуклеуса. У некоторых экземпляров эти сократительные вакуоли настолько крупные, что пелликула над ними образует заметные бугорки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена с использованием оборудования РЦ «Культивирование микроорганизмов» НП СПбГУ.

Список литературы

- Баранова Д. Н., Корнилова О. А., Манджиев Х. Б., Семичаевская М. М., Чистякова Л. В. 2016. Краткое сообщение о паразитических инфузориях сайги (*Saiga tatarica* L.), обитающей на территории России. В сб.: Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научный журнал кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. 16 (1): 16—19.
- Догель В. А. 1929. Простейшие — Protozoa. Малоресничные инфузории — Infusoria Oligotricha. Сем. Ophryoscolecidae. Определитель по фауне СССР. Изд-во АН СССР. Л. 96 с.
- Догель В. А. 1946. Инфузории из желудка сайги. Известия АН КазССР. 33(4): 46—59.
- Корнилова О. А. 2004а. История изучения эндобийонтных инфузорий млекопитающих. СПб.: «ТЕССА». 352 с.
- Корнилова О. А. 2004б. Метод комплексного обследования фауны эндобийонтных инфузорий. В сб.: Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. 4: 75—77.

- Корнилова О. А. 2010. Определитель инфузорий, обитающих в пищеварительном тракте млекопитающих. В сб.: Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена. 10: 59—95.
- Корнилова О. А., Шитова О. Б. 1997. Инфузории рубца сайги (*Saiga tatarica* L.) острова Барсакельмес. Ученые записки Биологического факультета ОмГПУ. 88—120.
- Dehority B. A. 1993. Laboratory manual for classification and morphology of rumen ciliate protozoa. Boca Raton: CRC Press. 120 p.
- Dehority B. A. 2003. Rumen Microbiology. Nottingham University Press. 372 p.
- Latteur B. 1966. Contribution a la systematique de la famille des Ophryoscolecidae Stein. Annales de la Société royale zoologique de Belgique. 96 (2—3): 117—144.
- Latteur B. 1968. Revision systematique de la famille des Ophryoscolecidae Stein, 1898, sous-famille des Entodiniinae Lubinsky, 1957, genre *Entodinium* Stein, 1858. Annales de la Société royale zoologique de Belgique. 98 (1): 1—41.
- Latteur B. 1969. Revision systematique de la famille de Ophryoscolecidae Stein 1858, sous-famille des Entodiniinae, Lubinsky 1957, genre *Entodinium* Stein 1858. Annales de la Société royale zoologique de Belgique. 99 (1—2): 3—25.
- Lubinsky G. 1957a. Studies on the evolution of the Ophryoscolecidae (Ciliate: Oligoisotricha). I. A new species of *Entodinium* with «caudatum», «loboso-spinosum» and «dubardi» forms, and some evolutionary trends in the genus *Entodinium*. Canadian journal of zoology. 35 (1): 111—133.
- Lubinsky G. 1957b. Studies on the evolution of the Ophryoscolecidae (Ciliate: Oligoisotricha). II. On the origin of the higher ophryoscolecidae. Canadian journal of zoology. 35 (1): 135—140.
- Lubinsky G. 1957в. Studies on the evolution of the ophryoscolecidae (Ciliate: Oligoisotricha). III. Phylogeny of the Ophryoscolecidae based on their comparative morphology. Canadian journal of zoology. 35 (1): 141—159.
- Milner-Gulland E. J., Kholodova M. V., Bekenov A. B., Bukreeva O. M., Grachev Iu. A., Amgalan L., Lushchekina A. A. 2001. Dramatic declines in saiga antelope populations. Oryx. 35: 3403—3445.

FAUNA OF THE ENDOBIOTIC CILIATES FROM THE INTESTINE OF THE ANTELOPE *SAIGA TATARICA* (LINNAEUS, 1766)

O. A. Kornilova, E. N. Volkova, L. V. Chistyakova

Key words: trichostomatids, endobiotic ciliates, rare species of ungulates, species diversity.

SUMMARY

The fauna of the endobiotic intestinal ciliates from the European population of the antelope *Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766) was studied. A comparative analysis of the available data on the species of ciliates has been carried out. It is shown that the species *Polyplastron saigae* can be considered one of the markers of the parasitofauna of the saiga western populations.